

FRAGMENTACIONES CROMOSÓMICAS EN LA MEIOSIS DE HÍBRIDOS DE *TURNERA ULMIFOLIA* (TURNERACEAE)

AVELIANO FERNÁNDEZ^{1, 2}

Abstract: Fernández, A. 2010. Chromosome breaks at meiosis of *Turnera ulmifolia* (Turneraceae) hybrids. Bonplandia 19(2): 175-182. ISSN: 0524-0476.

The hybrids of *T. ulmifolia* with other polyploid species show fragmented chromosomes from diplotene/diakinesis to telophase II. The number of fragments is variable, ranging from some few to more than 500, in some cases all the chromosomes are fractured. In most hybrids with fragments, were also observed bridges in anaphase I and anaphase II. The hybrids of *T. ulmifolia* with diploid species frequently have cells without chromosome fragments, but when present they are few, no more than 5. The DNA is usually fractured in the crossing-over, but the number of fragments is greater than the number of produced chismata. The fragments observed in *T. ulmifolia* hybrids would be produced by an error in the DNA reparation after the normal breaks at pachitene. This error could be produced by interaction of one genome or chromosome of *T. ulmifolia* with the remaining species.

Key words: DNA, damage, hybrids, Turneraceae.

Resumen: Fernández, A. 2010. Fragmentaciones cromosómicas en la meiosis de híbridos de *Turnera ulmifolia* (Turneraceae). Bonplandia 19(2): 175-182. ISSN: 0524-0476.

Los híbridos de *T. ulmifolia* con otras especies poliploides presentan cromosomas fragmentados desde diplotene/diacinesis hasta telofase II. El número de fragmentos es variable, desde unos pocos hasta más de 500 fragmentos, en algunos casos todos los cromosomas están fragmentados. En la mayoría de los híbridos que presentan células con fragmentos, también se observaron puentes en anafase I y anafase II. Los híbridos de *T. ulmifolia* con las especies diploides frecuentemente tienen células sin fragmentos cromosómicos, cuando los poseen son unos pocos, como máximo 5. Normalmente ocurren rupturas y reparación de ADN para que se produzcan los sobrecruzamientos; la cantidad de rupturas excede en miles al número de quiasmas que ocurren. Los fragmentos hallados en los híbridos de *T. ulmifolia* se deberían a fallas en la reparación del ADN después de las rupturas normales del mismo en paquitene. Estas fallas serían causadas por la interacción de algún genoma o algún cromosoma de *T. ulmifolia* con los de las otras especies.

Palabras clave: Rupturas, ADN, híbridos, Turneraceae.

Introducción

El género *Turnera* cuenta con alrededor de 100 especies americanas, distribuidas desde

el sur de EE.UU. hasta la Argentina y con 2 especies africanas. *Turnera* posee 3 números básicos, $x=5$, $x=7$ y $x=13$. Las especies con números básicos $x=5$ y $x=7$ presentan diferentes niveles de ploidía, desde diploide hasta

¹Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, Argentina.

²Miembro de la Carrera del Investigador Científico del CONICET.

octoploide en especies con $x=5$ y hasta decaploide en especies con $x=7$ (Fernández, 1987).

En el invernáculo del Instituto de Botánica del Nordeste, tenemos varias especies en cultivo con los niveles de ploidía citados. Desde 1982 estamos realizando cruzamientos entre las especies de la serie *Turnera*, la única con $x=5$, con el objeto de estudiar las relaciones genómicas entre las especies de esta serie. Los primeros resultados fueron publicados en varios trabajos (Fernández y Arbo, 1989, 1990, 1993a, 1993b, 1996).

En todos estos híbridos se observaron anomalías, tales como puentes y fragmentos, translocaciones y bivalentes con dificultades para separarse en anafase I. Sin embargo, en los híbridos obtenidos con genomas de *T. ulmifolia*, $2n=6x=30$, se observaron fragmentaciones cromosómicas inusuales en la meiosis, que no son comunes que ocurran en forma natural. Estos hechos se observaron con tratamientos con radiaciones y también pueden ser causado por virus (Genghini & al., 2005). El objetivo de este trabajo es analizar las posibles causas de las rupturas cromosómicas y posterior producción de múltiples fragmentaciones.

Material y Métodos

Las especies utilizadas para realizar los cruzamientos son las siguientes:

T. ulmifolia, $2n=6x=30$. Cult. Corrientes, semillas procedentes de Miami, Florida, USA. *Arbo* 2698 (CTES).

T. subulata, $2n=2x=10$ (E2). Brasil, Maranhão, São Luiz, *Arbo* 2410 (CTES).

T. concinna, $2n=2x=10$ (I3). Paraguay, San Pedro, ca. Col. Guayaibí, *Vanni* 213 (CTES).

T. Krapovickasii, $2n=2x=10$ (K). Bolivia, dep. Tarija, prov. O'Connor, 19 km E de Entre Rios, *Krapovickas* 39099 (CTES).

T. grandidentata, $2n=4x=20$ (Gr4). Paraguay, dep. Cordillera, Cordillera de Altos, Col. Tobaty, *Schinini* 23981 (CTES).

T. orientalis, $2n=6x=30$ (O5). Argentina, Corrientes, dep. Capital, Puerto Italia. *Arbo* 1538 (CTES).

T. angustifolia, $2n=6x=30$ (An3). Puerto Rico, San Juan, *Barret & Shore* 1347 (CTES).

T. aurelii, $2n=8x=40$ (Gr9). Paraguay, dep. Cordillera, río Salado, camino a Emboscada. *Schinini* 22603 (CTES).

Los híbridos analizados son los siguientes:

T. ulmifolia x *T. subulata*, $2n=4x=20$.

T. ulmifolia x *T. concinna*, $2n=4x=20$.

T. ulmifolia x *T. Krapovickasii*, $2n=4x=20$.

T. ulmifolia x *T. grandidentata*, $2n=5x=25$.

T. ulmifolia x *T. orientalis*, $2n=6x=30$.

T. ulmifolia x *T. angustifolia*, $2n=6x=30$.

T. ulmifolia x *T. aurelii*, $2n=7x=35$.

Para los estudios meióticos se fijaron botones florales en 5 partes de alcohol absoluto y 1 parte de ácido láctico (Fernández, 1973) durante toda la noche a 4°C; luego se conservaron en alcohol 70° a 4°C durante 3 a 5 días; se colorearon con la técnica de Feulgen, que consiste en: hidrólisis en 1N de HCl a 60°C durante 8 minutos, coloración con reactivo de Schiff y aplastado en orceína acética.

El procedimiento usado para los cruzamientos está descrito en Arbo y Fernández (1987) e incluye los siguientes pasos: castración de las flores de las plantas madres, polinización con anteras de la planta seleccionada como padre, marcación de la flor madre indicando en el rótulo el progenitor masculino. Las semillas obtenidas se sembraron en macetas individuales y los híbridos se trasplantaron después de desarrollar el primer par de hojas.

Resultados

Se hicieron cruzamientos recíprocos de *T. ulmifolia*, $2n=6x=30$, con 9 especies diploides ($2n=10$), 4 tetraploides ($2n=20$): 3 hexaploides ($2n=30$) y 2 octoploides ($2n=40$). De estos cruzamientos se obtuvieron híbridos viables con las siguientes especies diploides: *T. subulata*, *T. concinna* y *T. Krapovickasii*; tetraploide: *T. grandidentata*; 2 hexaploides: *T. orientalis* y *T. angustifolia* y octoploide: *T. aurelii*.

En todos los híbridos con genomas de *T. ulmifolia*, la meiosis es aparentemente normal hasta paquitene (Fig. 1A), pero desde

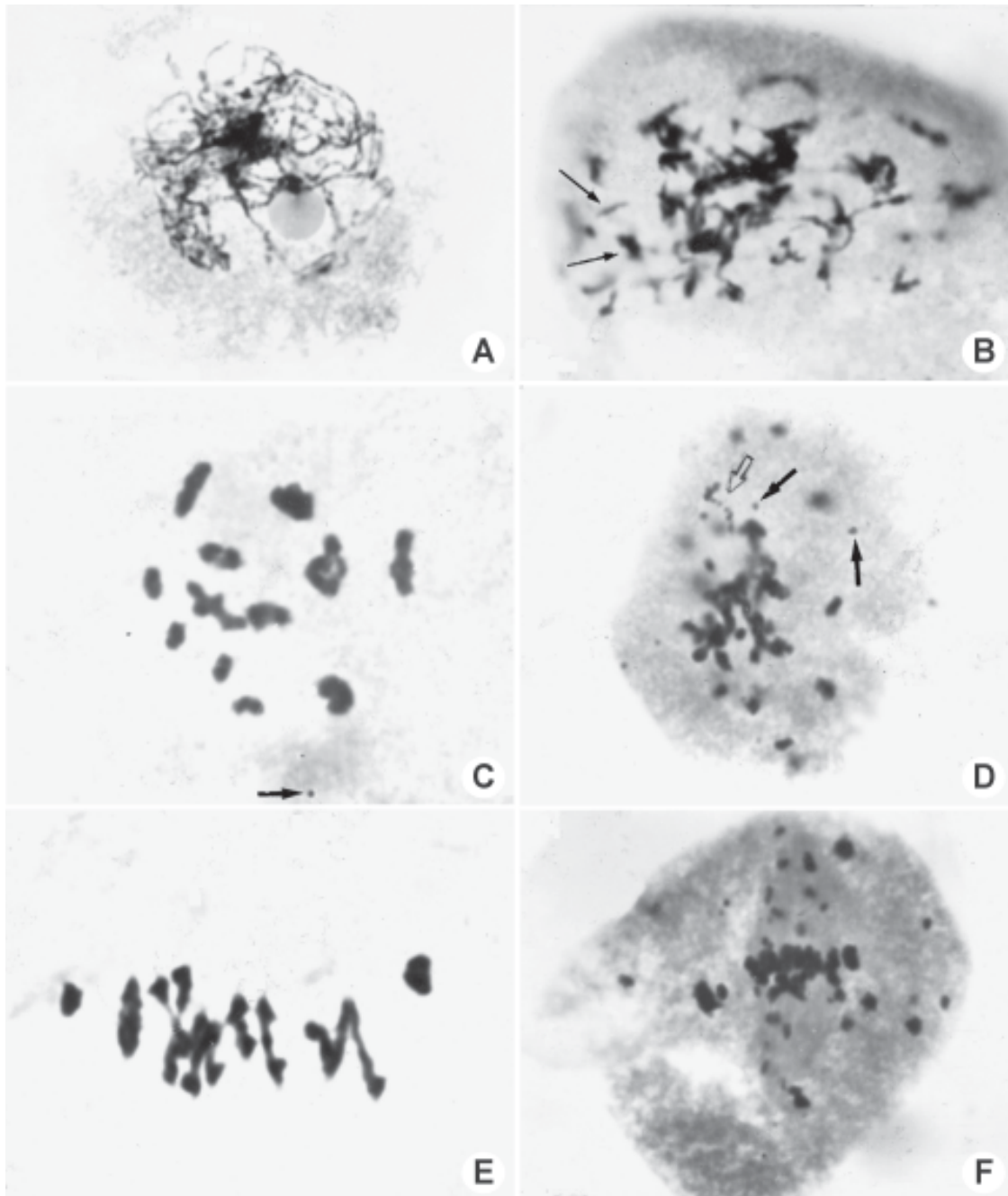


Fig. 1. Meiosis en híbridos de *T. ulmifolia*. A: paquitene en *T. ulmifolia* x *T. grandidentata* ($2n=5x=25$). B: diplotene/diacinesis con fragmentos de diferentes tamaños en *T. ulmifolia* x *T. grandidentata*. C: diacinesis con $4I + 8II$ y un pequeño fragmento en *T. ulmifolia* x *T. krapovickasii* ($2n=4x=20$). D: comienzo de anafase I, la flecha blanca señala momento de la separación de los fragmentos en *T. ulmifolia* x *T. grandidentata* ($2n=5x=25$), la flecha negra fragmentos de diferente tamaño. E: metafase I con $2I + 14II + 1IV$ en *T. ulmifolia* x *T. subulata* ($2n=4x=20$). F: comienzo de anafase I con fragmentos dentro y fuera del uso en *T. ulmifolia* x *T. orientalis* ($2n=6x=30$).

diplotene/diacinesis se observan fragmentaciones cromosómicas (Fig. 1B-F). En esta figura se observan fragmentos de diferente tamaño.

Las fragmentaciones se producen en todos los cromosomas y a lo largo de cada uno de ellos. En muchas células en algunos híbridos se observaron que todos los cromosomas estaban prácticamente pulverizados, no se observaron cromosomas intactos. Los fragmentos son de diferentes tamaños, pueden abarcar ambas cromátidas, una sola cromátida, tamaño que parecen de menor diámetro que la cromátida, algunos son puntiformes, los fragmentos pueden estar unidos a los cromosomas (Fig. 1D) o estar libres (Fig. 2). La cantidad de fragmentos van aumentando a medida que avanza el proceso de la meiosis. La mayor cantidad de fragmentaciones se observaron en anafase II (Fig. 2F).

En muchos casos fue difícil de establecer en qué fases estaban las células, generalmente éstas tenían la apariencia de estar en profase I pero sin poder precisar con exactitud (Fig. 1B, 2A-B).

Los híbridos de *T. ulmifolia* con las especies diploides presentan células sin o con fragmentaciones cromosómicas (Tabla 1); el número de fragmentos es mucho menor que el hallado en híbridos con especies de nivel de ploidía más alto. En *T. ulmifolia* x *T. Krapovickasii* se observan 4 I + 8 II y un fragmento muy pequeño en prometafase I (Fig. 2E). En la misma fase en *T. ulmifolia* x *T. grandidentata* se observan varios fragmentos de diferentes tamaños (Fig. 1D). En esta célula se señala con una flecha blanca un filamento con interrupciones que son la expresión de la fragmentaciones ocurridas previamente, los fragmentos aún no se han separado totalmente.

En metafase I, en *T. ulmifolia* x *T. subulata* (Fig. 1E) se observan 1 I + 8 II + 1 III y sin fragmentos, mientras que en *T. ulmifolia* x *T. orientalis* se puede observar varios fragmentos de diferentes tamaños, tanto dentro como fuera del huso (Fig. 1F). En anafase I temprana en *T. ulmifolia* x *T. aurelii* y en anafase I media *T. ulmifolia* x *T. grandidentata* (Fig. 1B) se observa un aumento en el número de fragmentos.

En telofase I, en *T. ulmifolia* x *T. aurelii* se puede ver (Fig. 2C) con numerosos fragmentos de diferentes tamaños que quedaron en la placa ecuatorial, mientras que en profase II (Fig. 2D) muestra que la mayoría de los fragmentos se encuentran dentro de los núcleos. Esto indica que los fragmentos llegaron a los núcleos telofásicos, probablemente por actividad neocentromérica.

En anafase II en *T. ulmifolia* x *T. subulata* se observa un solo fragmento y 5 cromosomas enteros rezagados. Sin embargo en *T. ulmifolia* x *T. aurelii* (Fig. 2F) se observaron 156 fragmentos fuera de los núcleos, pero como también se los encuentran en ellos, esta célula tendría alrededor de 300 fragmentos.

Las asociaciones cromosómicas en los híbridos de *T. ulmifolia*, son difíciles de analizar, debido a las fragmentaciones que se observan desde diplotene/diacinesis (Fig. 1B) y en metafase están aglutinados (Fig. 1F) o con figuras de difícil interpretación (Fig. 2A). En los híbridos de *T. ulmifolia* con las especies diploides donde las fragmentaciones son escasas o nula, se pudo analizar las asociaciones cromosómicas, observándose hasta el máximo posible de 10 bivalentes, pero la mayoría de las células presentan univalentes y bivalentes con diferentes frecuencias. También se observaron trivalentes.

En los híbridos de *T. ulmifolia* con especies de niveles de ploidía más elevada solamente en algunas células pudo ser analizada las asociaciones cromosómicas

Discusión

Los híbridos de *T. ulmifolia* con las especies diploides frecuentemente tienen células sin fragmentos cromosómicos, cuando los poseen son unos pocos, como máximo 5. Analizando los híbridos de *T. ulmifolia* con especies de nivel de ploidía más elevado se observan fragmentos desde diplotene/diacinesis hasta telofase II y siempre en todas las células, a excepción del híbrido *T. ulmifolia* x *T. orientalis* donde se encontraron algunas células sin fragmentos en diplotene/diacinesis.

Los híbridos de *T. ulmifolia* con las espe-

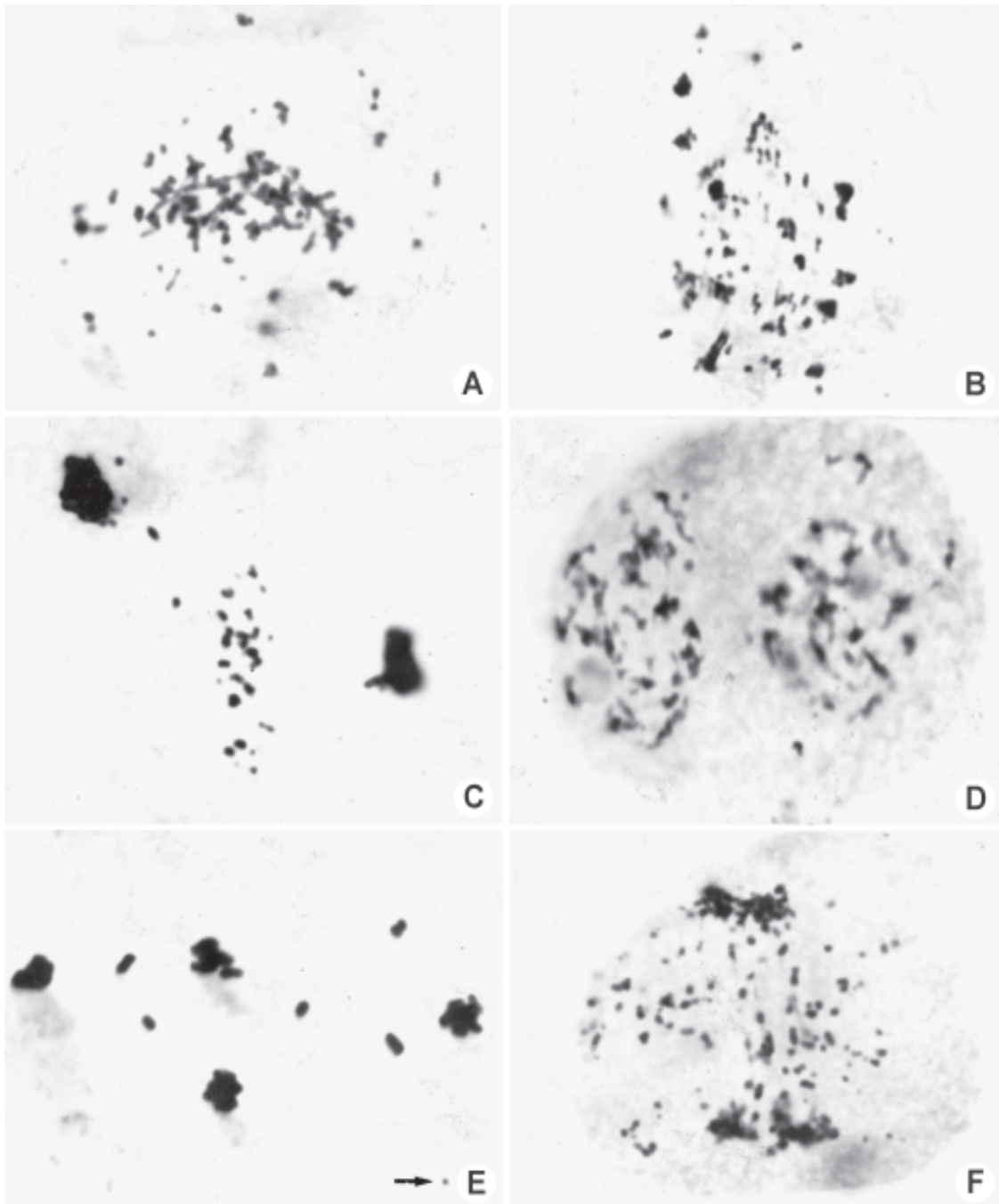


Fig. 2. Meiosis en híbridos de *T. ulmifolia*. A: diacinesis con fragmentos de diferentes tamaños en *T. ulmifolia* x *T. aurelii* ($2n=7x=35$). B: comienzo de anafase I con fragmentos de diferentes tamaños, aparentemente sin ningún cromosoma entero en *T. ulmifolia* x *T. grandidentata* ($2n=5x=25$). C: telofase I con varios fragmentos de cromosomas rezagados en *T. ulmifolia* x *T. aurelii* ($2n=7x=35$). D: profase II prácticamente todos los cromosomas fragmentados que se observan en los núcleos y unos pocos fragmentos fuera de ellos en *T. ulmifolia* x *T. aurelii* ($2n=7x=35$). E: telofase II con cromosomas rezagados y un pequeño fragmento en *T. ulmifolia* x *T. subulata* ($2n=4x=20$). F: anafase/telofase II con los núcleos telofásicos unidos en los polos, todos los cromosomas fragmentados, en esta célula se ha contado más de 500 fragmentos, *T. ulmifolia* x *T. aurelii* ($2n=7x=35$).

Tabla 1. Frecuencia de fragmentos en anafase I en híbridos de *T. ulmifolia*.

Híbrido	2n	Nº cel.	Fragmentos				Máximo	Promedio
			0	1-10	11-20	+21	frag./cel.	frag./cel.
U x Gr9	35	16		18,75	50	31,25	28	14,37±1,62
U x O5	30	25		68,00	32		16	7,88±0,79
U x Gr4	25	104		2,88	13,48	83,64	67	33,36±1,4
U x K	20	47	87,24	12,76			1	
U x I3	20	7	75,00	25,00			2	0,08±3,48
U x E2	20	12	91,77	8,33			1	2,33±0,61
An3 x O5	30	15	26,66	73,44			7	14,37±1,62

cies diploides,. presentan células hasta con 10 bivalentes, esto indica que hubo apareamiento autosindético en 5 bivalentes y alosindético en los otros 5. Estas asociaciones cromosómicas señalan que *T. ulmifolia* sería un alohexaploide segmentario.

Se encontraron fragmentaciones cromosómicas en otros géneros, *Bromus* (Walters, 1957), *Triticum x Agropyron* (Gaul, 1954), *Scilla* (Rees, 1952). También se observaron fragmentaciones en mitosis de microsporas y megasporas en adición monosómica de *Aegilops charonensis* en *Triticum aestivum* (Finch & al., 1984).), *Paeonia* (Walters, 1957), *Najas* (Viinika & al, 1978), *Secale* (Stutz, 1976), *Pisum* (Klein, 1970), *Claytonia* (Star, 1970), *Tulbaghia* (Lakshmi, 1988), *Hosta* (Kanawawa & Akemine, 1975). También se encontraron fragmentaciones cromosómicas en insectos, como *Drosophila melanogaster* (Henderson & al., 1978) y *Euchorthippus pulvinatus* (Santos & al, 1985).

En *Drosophila* generalmente no existe crossing-over en los machos, pero a veces se encontraron que lo hay en alguna línea en particular como lo hallado por Henderson & al. (1978) en *D. melanogaster*, pero en este caso está acompañado por fragmentaciones cromosómicas en los autosomas.

En todos estos casos el máximo de fragmentos encontrado fue de 28 en el híbrido de *Bromus tritici x B. maritimus* (Walters, 1957).

Los híbridos de *T. ulmifolia* serían probablemente el primer caso hallado con número de fragmentos tan elevado.

Las fragmentaciones espontáneas de cromosomas suelen ocurrir en híbridos interespecíficos y se han sugerido que pueden ser producidas o influenciados por factores genéticos. Normalmente ocurren rupturas y reparación de ADN para que se produzcan los sobrecruzamientos; según Stern (1981) la cantidad de rupturas excede en miles al número de quiasmas que ocurren. Los fragmentos hallados en los híbridos de *T. ulmifolia* se deberían a fallas en la reparación del ADN después de las rupturas normales del mismo en paquitene. Estas fallas serían causadas por la interacción de algún genoma o algún cromosoma de *T. ulmifolia* con los de las otras especies.

Aparentemente para que las endonucleasas produzcan los «nicks» (cortes) en la molécula de ADN, es necesario que previamente los cromosomas homólogos o homeólogos estén en sinapsis (Stern, 1981). Estos autores han encontrado que en *Lilium* aquíasmática no se producían los cortes de ADN, a pesar de estar presente la endonucleasa. pero si lo hacía cuando se duplicaban los cromosomas para que se produzca la sinapsis entre los cromosomas homólogos. Es decir es necesario el apareamiento para que le ADN sea accesible a la endonucleasa.

En los híbridos de *T. ulmifolia* donde se

observan gran cantidad de fragmentaciones, teniendo presente lo anteriormente expresado, por un lado estaría indicando que hubo apareamiento entre los cromosomas entre los genomios de las especies involucradas, por lo tanto los genomios son homólogos u homeólogos, pero por otro lado también indicaría que hay una barrera postcigótica muy efectiva a través de las fragmentaciones de los cromosomas.

Para que actúen las endonucleasas se ha verificado que es necesario que se produzca apareamiento de cromosomas homólogos (Stern, 1981). Esto explicaría porque en los híbridos de *T. ulmifolia* con las especies diploides se observaron pocas fragmentaciones, habría pocos apareamientos de los cromosomas de *T. ulmifolia* con los de las especies diploides. Por otro lado en los híbridos donde se observaron extensivas fragmentaciones, estaría indicando que hubo apareamiento alosindético que a su vez indicaría la presencia de genomios homeólogos. Esto señala que las especies son afines, pero habría una fuerte barrera poscigótica producida por *T. ulmifolia*.

Si esta hipótesis fuera cierta, porqué en los híbridos de *T. ulmifolia* con las especies diploides donde se encontraron hasta 10 II, es decir que los 5 cromosomas del genomio de las especies diploides se aparearon con 5 cromosomas de *T. ulmifolia*. Probablemente el o los genes que impide la reparación del ADN estén ubicados en algunos de los cromosomas que tienen apareamiento autosindético y que solamente actúan cuando el apareamiento es alosindético.

Cuando se producen rupturas y unión a nivel de subcromáticas pueden formar puentes y fragmentos, únicamente puentes o únicamente fragmentos (Kanazawa & Akemine, 1975; Walters, 1957; Lewis & John, 1966; Henderson & al., 1977). La ruptura de cromosomas puede ser causada por cromosomas-B (Rhoades y Dempsey, 1973).

Santos & al. (1985) encontraron rupturas que posteriormente producían fragmentos libres o unidos en el cromosoma 6 en tucura (*Euchorthippus pulvinatus*). En este caso las rupturas eran producidas por mutación en el segmento heterocromático del cromosoma 6,

en los individuos heterocigóticos para esta mutación, solamente se producían las rupturas en el cromosoma mutado y no en su homólogo.

En líneas endocriadas de maíz no seleccionadas para suelos ácidos, Caetano-Pereira & al. (1995) encontraron fragmentaciones cromosómicas en CMP en diferentes estados de la meiosis. Rees (1952) había encontrado una asociación entre las fragmentaciones extremas con asinapsis en *Scilla*, esta misma asociación lo encontró Klein (1969) en *Pisum sativum*.

Viinikka & al. (1978) encontraron que a medida que avanza la meiosis disminuye la aberraciones cromosómicas, mientras que en los híbridos de *T. ulmifolia* ocurre lo contrario.

En *Claytonia virginica* Star (1970) encontró en diferentes poblaciones de esta especie una constancia en el porcentaje de rupturas cromosómicas, por lo que considera que éstas están bajo control genético. Lewis (1962) sugiere que aumenta las aberraciones cromosómicas con el aumento en el nivel de ploidía, mientras que Star (1970) observó lo contrario en el mismo género.

Las asociaciones cromosómicas observadas como bivalentes en algunos de ellos se pueden considerar como resultados de intercambios entre subcromátidas. Este hecho fue considerado como probable por Lewis y John (1966), ellos hicieron esta interpretación por las figuras observadas en tucuras. También Bramdhan (1975) ha observado los mismos en *Aloe*. Otra interpretación de este hecho puede ser que sea el resultado del intercambio entre una cadena de las dos de ADN que corresponden a dos cromátidas no hermanas.

En la mayoría de las CMP se observaron interconexiones entre diferentes bivalentes o diferentes cromosomas, generalmente estas interconexiones se observaron entre los telómeros.

Se han determinado las fórmulas genómicas de varias especies de *Turnera*: $A^{su}A^{su}$ para *T. subulata*, $A^{sc}A^{sc}$ para *T. scabra*, A^kA^k para *T. Krapovickassii*, A^cA^c para *T. concinna* (Fernández & Arbo, 1989); CC para *T. caerulea*, $A^gA^gA^rA^r$ para *T. grandidentata* (Fernández & Arbo, 1990); C^gC^g para *T. grandiflora*, $A^oA^oBBB^oB^o$ para *T. orientalis*, $A^aA^aA^oA^oBBB^oB^o$ para *T. aurelii* (Fernández

& Arbo, 1993); C^cC^c para *T. candida*, C¹C¹ para *T. carulea* var. *surinamensis* (Fernández & Arbo, 1996). En *T. ulmifolia* es difícil de determinar la fórmula genómica, porque en la mayoría de los híbridos no se puede observar las asociaciones cromosómicas, por las fragmentaciones que suceden en ellos, salvo con las especies diploides en donde se notaron hasta 10 II. Ello estaría indicando que *T. ulmifolia* también sería un alohexaploide segmentario como *T. orientalis*. Por las asociaciones cromosómicas halladas en los híbridos con las especies diploides, se propone la fórmula genómica A^uA^uB^aB^aB^uB^u para *T. ulmifolia*.

Bibliografía

- ARBO, M. M. & A. FERNÁNDEZ. 1987. Cruzamientos intra e interespecíficos en *Turnera*, Serie *Canaligeræ*. Bonplandia 6(1): 23-28.
- CAETANO-PEREIRA, C. M., O. M. TASCHETTO, M. A. DEFANI-SOARIZE & M. S. PAGLIARINI. 1995. Spontaneous chromosome fragmentation in maize microsporocytes. Cytologia 60: 297-301.
- BRANDHAM, P. E. 1975. Stabilised breakage of a duplicated chromosome segment in *Aloe*. Chromosoma 51: 269-278.
- FERNÁNDEZ, A. 1973. El ácido láctico como fijador cromosómico. Bol. Soc. Argent. Bot. 15: 287-290.
- . 1987. Estudios cromosómicos en *Turnera* y *Piriqueta* (Turneraceae). Bonplandia 6 (1): 1-21.
- FERNÁNDEZ, A. & M. M. ARBO. 1989. Relaciones genómicas entre cuatro especies diploides de *Turnera* con flores amarillas (Serie *Canaligeræ*). Bonplandia 6 (2): 93-109.
- . 1990. Gametas no reducidas y relaciones genómicas en tres especies de *Turnera* (Turneraceae). Darwiniana 30 (1-2): 21-26.
- . 1993a. Relaciones genómicas entre seis especies de *Turnera* (Serie *Canaligeræ*) del Paraguay. Candollea 48: 305-318.
- . 1993b. Citogenética de híbridos entre *Turnera grandidentata* (4x) y *T. subulata* y *T. scabra* (2x) (Turneraceae). Bonplandia 7: 113-122.
- . 1996. Relaciones genómicas entre las especies diploides de flores blanco-azuladas de *Turnera* (Serie *Canaligeræ*). Bonplandia 9: 95-102.
- FINCH, R.A., T. E. MILLER & M. D. BENNETT. 1984. «Cuckoo» *Aegilops* addition chromosome in wheat ensures its transmission by causing chromosome breaks in microspores lacking it. Chromosome 90: 84—88.
- GAUL, H. 1954. Über meiotische Fragment Und Brückenbildung Der Bastarde *Secale* Und *Triticum* x *Agropirum*. Chromosoma 6: 314-329.
- GENGHINI, R., I. TIRANTI & E. ZAMORANO-PONCE. 2005. Estudio citogenético y citomolecular de la vacuna contra la peste porcina clásica. Theoria 14(1): 103-123.
- HENDERSON, S. A., R. C. WOODRUFF & J. N. THONPSON. 1978. Spontaneous chromosome breakage at male meiosis associated with male recombination in *Drosophila melanogaster*. Genetics 88: 93-107.
- KANAWAWA, H. & T. AKEMINE. 1975. High frequent occurrence of chromosome breakage in PMC's of *Hosta undulata*. Kromosomo 100: 3109-3117.
- KLEIN, H. D. 1970. Asynapsis and extensive chromosome breakage in *Pisum*. Caryologia, 23 (2): 251-257.
- LAKSHMI, N. 1988. Spontaneous chromosome breakage and inversion heterozygosity in a clone of *Tulbaghia violacea* Har. Cytologia 53(1): 157-161.
- LEWIS, K. R. & B. JOHN. 1966. The meiotic consequences of spontaneous chromosome breakage. Chromosoma 18: 287-304.
- LEWIS, W. H. 1962. Aneusomaty in aneuploid populations of *Claytonia virginica*. Amer. J. Bot. 49: 918-928.
- REES, H. 1952. Asynapsis and spontaneous chromosome breakage in *Scilla*. Heredity 6: 89-97.
- RHOADES, M.M. & E. DEMPSEY. 1973. Chromatin diminution induced by the B chromosome of maize. J. Hered. 64: 13-18.
- SANTOS, J. L., N. HENRIQUES-GIL & P. ARANA. 1985. Specific chromosome breakage at meiosis in C-heterochromatin mutants of the grasshopper *Euchorthippus pulvinatus*. Can. J. Genet. Cytol. 27: 644-649.
- STAR, A. E. 1970. Spontaneous and induced chromosome breakage in *Claytonia virginica*. Amer. J. Bot. 57: 1145-1149.
- STERN, H. 1981. Chromosome organization and DNA metabolism in meiotic cells. In Bennett, M. D., M. Boprow y G. M. Hewitt eds. Chromosomes Today 7: 94-104.
- VIINIKKA, Y., M. KOTIMÄKI & K. LITMANEN. 1978. Spontaneous chromosome breakage in natural population of *Najas marina*. Hereditas 88: 279-283.
- WALTERS, M. S. 1957. Studies of spontaneous chromosome breakage in interspecific hybrids of *Bromus*. Univ. Calif. Publ. Bot. 28 (6): 335-447.

Original recibido el 14 de julio de 2010; aceptado el 19 de noviembre de 2010.